ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 37, 6, 2003

УДК 576.8.192.1

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ КОКЦИДИЙ (COCCIDEA) У РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП ХОЗЯЕВ

© М. В. Крылов, Л. М. Белова

У представителей царства Metazoa описано около 3660 видов кокцидий (Coccidea) из 73 родов и 29 семейств; кокцидии обнаружены у 10 из 35 типов Metazoa; в большинстве случаев прослеживается прямая зависимость между числом видов в группе хозяев и числом обнаруженных у них кокцидий; у наиболее древних в филогенетическом отношении групп хозяев паразитируют наиболее древние группы кокцидий, а у наиболее эволюционно продвинутых хозяев паразитируют наиболее молодые в филогенетическом отношении группы кокцидий; параллельное развитие кокцидий и их хозяев можно использовать для косвенного определения времени появления различных групп кокцидий в истории Земли.

О существовании кокцидий стало известно во второй половине XVII века благодаря работам Антони ван Левенгука (Antonio van Leeuwenhoek), обнаружившего в 1674 г. в желчном пузыре кролика ооцисты *Eimeria stiedai.* Большое число видов кокцидий из различных групп животных описал более 130 лет тому назад Эймер (Eimer, 1870). К настоящему времени накопился богатый материал по фауне кокцидий, позволяющий провести анализ расселения их по различным группам хозяев, что мы и попытаемся сделать в данной работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

При анализе расселения кокцидий по хозяевам учтено около 3660 видов паразитов, относящихся к 29 семействам. Этот материал по своему объему фактически полностью охватывает мировую фауну кокцидий.

О приуроченности кокцидий к хозяевам мы судили по их встречаемости в том или ином хозяине или группе хозяев. Однако встречаемость в ряде случаев не отражает всех возможных вариантов заражения паразитами хозяев, так как потенциальная специфичность шире реальной. Анализ встречаемости проведен у крупных таксономических групп хозяев ранга типа. Число типов в царстве Metazoa, по данным разных исследователей, варьирует. Кусакин и Дроздов (1994) в своей системе приводят 29, Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998) — 23, Малахов (2003) — 35 типов. Наиболее современной нам представляется система Малахова, которой мы придерживаемся в нашей работе. При анализе расселения кокцидий с гетероксенным жизненным циклом учитываются только первичные хозяева. Становление гетероксенности у различных групп Coccidea проходило по-разному и в разное время, у части кокцидий первичные хозяева — окончательные, а у части — промежуточные. Подробнее об этом мы писали ранее (Крылов, 1992).

Система кокцидий принята в модификации по Крылову (1996).

Тип Sporozoa Leuckart, 1879
Класс Coccidea Leuckart, 1879
Подкласс Coccidia Leuckart, 1879
Отряд Agamococcidiida Levine, 1979
Отряд Protococcidiida Kheisin, 1956
Отряд Adeleida Leger, 1911
Отряд Eimeriida Leger, 1911
Отряд Haemosporida Danilewsky, 1885
Подкласс Piroplasmia Levine, 1961
Отряд Piroplasmida Wenyon, 1926

В анализ расселения кокцидий по хозяевам не включены кокцидии, обнаруженные у неспецифических хозяев: *Gousseffia* Levine, 1980; *Hoarella* Arcay et Peraza, 1963; *Octosporella* Rey et Ragavachari, 1942; *Polysporella* Mc Quistion, 1990; *Pythonella* Ray et Das Gupta, 1937; *Sivatoshella* Ray et Sarkar, 1968; *Skrjabinella* Matschulsky, 1949. Ооцисты и спороцисты некоторых видов кокцидий обладают высокой резистентностью и, попадая в пищеварительный тракт неспецифических хозяев, могут некоторое время выживать в них. В пищеварительном тракте неспецифических хозяев при недостатке кислорода и ненормальной температуре в ооцистах могут происходить различные морфофункциональные нарушения, включая формирование необычного числа спороцист и спорозоитов (Cerna, 1974; Lindsay et al., 1982; Matsyi et al., 1989), что может служить источником таксономических ошибок.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Первое, что бросается в глаза при рассмотрении распространения Coccidea в царстве Metazoa, — кокцидии обнаружены лишь у представителей 10 из 35 типов многоклеточных животных. Одно из вероятных объяснений причин этого явления — различная интенсивность обследования разных групп Metazoa. Можно предположить, что со временем число типов Metazoa, у которых будут найдены кокцидии, увеличится.

Бедную кокцидиофауну имеют типы Metazoa, в состав которых входит небольшое число видов (см. таблицу). Всего один вид кокцидий — *Ovivora thalassemae* — найден у представителя типа Echiura (140 видов). Также по одному виду кокцидий соответственно из родов *Barrouxia* и *Mantonella* обнаружено у представителей типов Nemertina (850 видов) и Onichophora (90 видов). Наряду с этим бедная кокцидиофауна обнаружена у представителей некоторых типов, в состав которых входит довольно большое число видов. У Cnidaria (7700 видов) обнаружено всего 3 вида кокцидий, относящихся к роду *Gemmocystis*, у Nemata (22 700 видов) найден один вид кокцидий из рода *Legerella*, у Echinodermata (5980 видов) обнаружен также один вид кокцидий, относящийся к роду *Ixorheus*. Бедность кокцидиофауны у типов Metazoa, представленных относительно большим числом видов, пока может быть объяснена только предположительно либо, как уже говорилось выше, слабой изученностью, либо тем, что эти группы Metazoa по каким-то причинам малопригодны для жизни кокцидий.

Встречаемость Coccidea у различных групп их хозяев

Distribution of Coccidea among different groups of hosts

Хозяева, царство Metazoa, типы Роды кокцидии	Cnidaria стрекающие (7700 видов)	Annellida кольчатые черви (17 050 видов)	Echiura эхиуриды (140 видов)	Mollusca моллюски (114 499 видов)	Nemertina немертины (850 видов)	Arthropoda членистоногие (863 000 видов)	Onichophora онихофоры (90 видов)	Nemata круглые черви (22 700 видов)	Echinodermata иглокожие (5980 видов)	Chordata хордовые (43 770 видов)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сем. Rhytidocystidae										
Rhytidocystis		3								
Сем. Gemmocystis										
Gemmocystis	3									
Сем. Ixorheoridae										
Ixorheus									1	
Сем. Eleutheroschizonidae										
Eleutheroschizon		2								
Сем. Myrosporidae										
Mackinnonia		2								
Myriosporides		1								
Myriospora		4								
Сем. Angeiocystidae										
Angeiocystis		1								
Сем. Grellidae										
Coelotropha		2								
Grellia		2								

Продолжение таблицы

Хозяева, царство Metazoa, типы / Роды кокцидий	Cnidaria стрекающие (7700 видов)	Annellida кольчатые черви (17 050 видов)	Echiura эхиуриды (140 видов)	Mollusca моллюски (114 499 видов)	Nemertina немертины (850 видов)	Arthropoda членистоногие (863 000 видов)	Onichophora онихофоры (90 видов)	Nemata круглые черви (22 700 видов)	Echinodermata иглокожие (5980 видов)	Chordata хордовые (43 770 видов)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Сем. Adeleidae										
Adelea						1				
Adelina		1				1				
Klossia				1						
Orcheobius				2						
Chagasella						4				
Ithania						1				
Rasajeyna						1				
Ganapatiella						1				
Gibbsia						1				
Сем. Legerellidae										
Legerella						5		1		
Сем. Klossiellidae										
Klossiella										13
Сем. Hepatozoidae										
Hepatozoon										~300
Сем. Haemogregarinidae										
Haemogregarina										~300
Cyrilia										2
Desseria										40

Сем. Karyolysidae										
Karyolysus										1
Hemolivia										1
Сем. Dactylosomatidae										
Dactylosoma										10
Babesiosoma										12
Сем. Spirocystidae										
Spirocystis		1								
Сем. Selenococcidiidae										
Selenococcidium						2				
Сем. Aggregatidae										
Aggregata				20						
Merocystis				2						
Selysina										3
Сем. Cryptosporidiidae										
Cryptosporidium										8
Сем. Lankesterellidae										
Lankesterella										8
Schelackia										12
Сем. Eimeriidae										
Atoxoplasma										19
Barrouxia				1	1	8				
Difretinella		1								
Caryospora										~60
Caryotropha		1								

Продолжение таблицы

Хозяева, царство Metazoa, типы Роды кокцидий	Cnidaria стрекающие (7700 видов)	Annellida кольчатые черви (17 050 видов)	Echiura эхиуриды (140 видов)	Mollusca моллюски (114 499 видов)	Nemertina немертины (850 видов)	Arthropoda членистоногие (863 000 видов)	Onichophora онихофоры (90 видов)	Nemata круглые черви (22 700 видов)	Echinodermata иглокожие (5980 видов)	Chordata хордовые (43 770 видов)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Cyclospora										18
Diaspora						1				
Dorisa										13
Dorisiella		1								
Eimeria						8				~1509
Crystallospora										1
Goussia										69
Epieimeria										3
Grasseella										1
Isospora				1		1				~346
Manttonella						2	1			3
Ovivora			1							
Pfeifferinella		1		3						
Pseudoklossia				8						
Tyzzeria										11
Wenyonella										19
Сем. Calyptosporiidae										
Calyptospora										1
Сем. Sarcocystidae										
Frenkellia										2
Sarcocystis										130
Besnoitia										7
Hammondia										3

Neospora										2
Toxoplasma										1
Сем. Elleipsisomatidae										
Elleipsisoma										1
Сем. Haemoproteidae										
Haemoproteus										~154
Сем. Plasmodiidae										
Plasmodium										~210
Сем. Leucocytozoidae										
Leucocytozoon										60
Сем. Theileriidae										
Theileria										63
Сем. Babesiidae										
Babesia										~134
Echinozoon										1
Сем. Anthemosomatidae										
Anthemosoma										1
Всего: видов/родов	3/1	23/14	1/1	40/8	1/1	37/14	1/1	1/1	1/1	~3552/42

Богатая фауна кокцидий — 23 вида из 14 родов — паразитирует у представителей типа Annellida (17 500 видов); у Mollusca (114 499 видов) найдено 40 видов кокцидий из 8 родов; у Arthropoda (863 000 видов) обнаружено 37 видов кокцидий из 14 родов и у Chordata (43 770 видов) — 3554 вида кокцидий из 41 рода. Таким образом, типы, характеризующиеся большим видовым разнообразием, обладают и более богатой кокцидиофауной. Известные в настоящее время исключения пока не могут найти удовлетворительного объяснения.

В общих чертах подтверждается известная в паразитологии закономерность: чем богаче в количественном и качественном отношении группа хозяев, тем богаче у них фауна паразитов; иными словами, паразитические организмы процветают вместе со своими хозяевами.

По-видимому, начав использовать Metazoa в качестве животных-хозяев, кокцидии очень рано освоили представителей типа Cnidaria. Но самые широкие связи у них установились с представителями типа Annellida. В большинстве случаев прослеживается прямая зависимость между систематическим положением кокцидий и их хозяев. У наиболее древних групп хозяев паразитируют наиболее древние группы кокцидий. Например, у представителей типа Annellida найдены кокцидии, относящиеся только к примитивным семействам кокцидий — Rhytidocystidae, Eleutheroschizonidae, Myriosporidae, Angeiocystidae, Grellidae, Adeleidae, Legerellidae, Klossiellidae. Становление паразитизма у этих групп кокцидий, несомненно, связано с появлением в истории Земли их хозяев. Появление Annellida в истории Земли на основании палеонтологических находок датируется Протерозоем, а наиболее интенсивно зараженной кокцидиями группы Polychaeta — Кембрийским периодом Палеозоя (Иванов, Колчинский, 2000). Можно предположить, что многие группы кокцидий, паразитирующие у Annellida, сформировались одновременно или почти одновременно с их хозяевами. На древнее происхождение этих групп кокцидий указывает еще то, что у них у всех имеются гомоксенные жизненные циклы. Одним из характерных признаков эволюционной продвинутости у кокцидий можно считать появление гетероксенности. Группы кокцидий с гетероксенным циклом в подавляющем большинстве паразитируют у наиболее эволюционно продвинутых хозяев — Chordata. Так, например, только у хордовых обнаружены кокцидии, имеющие гетероксенный жизненный цикл, — Haepatozoidae, Haemogregarinidae, Karyolysidae, Dactilosomatidae, Aggregatatidae, Lankesterellidae, Calyptosporidae, Sarcocystidae, Elleipsisomatidae, Haemoproteidae, Plasmodiidae, Leucocytozoidae, Theileriidae, Babesiidae, Anthemosomatidae. Обогащение фауны кокцидий хордовых идет по нарастающей в ряду: рыбы, птицы и млекопитающие. По-видимому, становление паразитизма у кокцидий, заселяющих эти группы Chordata, протекало параллельно с эволюцией их хозяев и может быть соответственно датировано Палеозоем (Пермь, Триас) и Мезозоем (Юра) — временем в истории Земли, когда формировались рыбы, птицы и млекопитающие.

Анализ встречаемости представителей родов кокцидий у их хозяев показал, что определенные роды кокцидий паразитируют только в определенных типах хозяев. Так, кокцидии из рода *Gemmocystis* обнаружены только у Chordata, представители рода *Ixorheus* описаны только у Echinodermata, а представители родов *Rhytidocystis*, *Eleutheroschizon*, *Mackinnonia*, *Myriosporidies*, *Angeiocystis*, *Coelotropha*, *Grellia*, *Orcheobius*, *Spirocystis*, *Defritenella*, *Caryotropha*, *Dorisiella* только у Annellida. Кокцидии родов *Klossiella*, *Hepatozoon*, *Haemogregarina*, *Cyrilla*, *Desseria*, *Karyolisus*, *Hemolivia*, *Dactylosoma*, *Babesiosoma*, *Atoxoplasma*, *Caryospora*, *Cyclospora*, *Dorisa*, *Crystallospora*, *Goussia*, *Epieimeria*, *Calyptospora*, *Grassiella*, *Tyzzeria*, *Wenyonella*, представители всех родов из семейств Sarcocystidae, Haemoproteidae, Plasmodiidae, Leucocytozoidae, Theileriidae, Babesiidae, Antemosomatidae паразитируют только у Chordata. Наряду с этим имеются сообщения о находках кокцидий, относящихся к одному роду в хозяевах из разных типов. Так, кокцидии из рода *Adelina* найдены у Annellida и Arthropoda, виды рода *Legerella* обнаружены у Nemata и Arthropoda, род *Barrouxia* — у Nemertina, Arthropoda и Mollusca, род *Isospora* — у Arthropoda, Mollusca и Chordata, род *Mantonella* — у Arthropoda, Onychophora и Chordata. В большинстве своем это либо единичные находки, либо очень старые описания, не получившие до сих пор подтверждения. Различные семейства кокцидий представлены разным числом видов от 1—5 до нескольких десятков и сотен. По числу видов в классе Coccidea сильно выделяется семейство Eimeriidae, а в пределах семейства 2 рода: *Eimeria* — 1509 видов и *Isospora* — 346 видов.

ВЫВОДЫ

1. У представителей царства Metazoa паразитирует богатая кокцидиофауна, в состав которой входит около 3660 видов, относящихся к 73 родам и 29 семействам.
2. Кокцидии обнаружены у представителей 10 из 35 видов Metazoa.
3. Группы хозяев, в состав которых входит небольшое число видов, имеют относительно бедную кокцидиофауну.
4. Группы хозяев, в состав которых входит большое число видов в большинстве своем с богатой кокцидиофауной, но эта закономерность имеет несколько исключений, не получивших, пока, удовлетворительного объяснения.
5. В большинстве случаев отдельные группы кокцидий ранга рода и семейства приурочены к паразитированию в определенных типах хозяев.
6. В большинстве случаев прослеживается прямая зависимость между систематическим положением кокцидий и их хозяев. У наиболее древних в филогенетическом отношении групп хозяев, паразитируют наиболее древние группы хозяев и у наиболее эволюционно продвинутых групп хозяев паразитируют наиболее молодые в филогенетическом отношении группы кокцидий.
7. Данные о параллельном развитии кокцидий и их хозяев могут быть использованы для косвенного определения времени появления различных групп кокцидий в истории Земли.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 02-94-48584).

Список литературы

Иванов А. В., Колчинский Э. И. Пути и закономерности эволюции // Протисты. СПб.: Наука, 2000. Ч. 1. С. 29—85.

Крылов М. В. Происхождение гетероксенности у Sporozoa // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 5. С. 361—368.

Крылов М. В. Определитель паразитических простейших. СПб.: Наука, 1996. 603 с.

Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Том 1. Пролегомены к построению филемы. Наука, 1994. 282 с.

Малахов В. В. Высший уровень классификации царства Animalia (животные) // www.zin.ru. BioDiv-Malakhov's Phyla, 2003.

Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. 1998. Vol. 73. P. 203—266.

Cerna Z. Une anomalie de la sporulation de la coccidie des Oiseaux: Isospora lacazei (Eimeriidae) // Journ. Protozool. 1974. Vol. 21. P. 481—482.

Eimer T. Uber die ei- and kugelbormigen Sogenanuten Psorospermiem der Werbelthiere. Wurzburg, 1870.

Lindsay D. S., Current W. L., Ernst J. V. Sporogony of Isospora suis Biester, 1934 of swine // Journ. Parasitol. 1982. Vol. 68. P. 861—865.
Matsui T., Morii T., Lijima T., Kobayashi F., Fujino T. Transformation of oocysts from several coccidian species by heat treatment // Parasitol. Res. 1989. Vol. 75. P. 264—267.

Зоологический институт РАН,
Санкт-Петербург.

Поступила 22 III 2003

DISTRIBUTION OF COCCIDIANS (COCCIDEA) AMONG DIFFERENT GROUPS OF HOSTS

M. V. Krylov, L. M. Belova

Key words: Coccidea, Metazoa, evolution.

SUMMARY

Approximately 3660 species of Coccidea belonging to 73 genera and 29 families parasitize representatives of the Metazoa kingdom. Coccidea were discovered in 10 of 35 phyla of Metazoa; in the most cases a direct correlation between the number of species in a host group and the number of Coccidea known from that group is clearly traced. Host groups, which are most archaic phylogenetically, are also parasitized by the archaic Coccidea groups. Evolutionarily derived hosts are parasitized by groups of Coccidea, which are the youngest phylogenetically. Parallel development of Coccidea and their hosts may be used for an indirect determination the time of origin of different Coccidea groups.